Adansonia, ser. 2, 8 (4) 1968.

ÉTUDE DE LA CROISSANCE RYTHMIQUE CHEZ L'HÉVÉA (*HEVEA BRASILIENSIS* Müll.-Arg. EUPHORBIACÉES-CROTONOÏDÉES)

par F. Hallé et R. Martin

Laboratoire de Botanique
Centre O.R.S.T.O.M.
B.P. 20. Abidjan

Laboratoire d'Agronomie
Institut de Recherches sur le Caoutchouc
en Afrique. B.P. 1536. Abidjan

Résumé : Le rythme endogène qui régle la croissance aérienne de l'Hévéa est étudié d'un point de vue descriptif et expérimental. Les variations de la morphologie foliaire, la courbe de croissance et l'activité mitotique de l'apex sont successivement analysées.

La courbe de l'activité mitotique apicale est mise en parallèle avec la courbe de concentration d'auxine dans l'apex établie par Gener (1966).

La germination, la ramification, et la floraison, sont sous la dépendance du rythme de croissance.

Le fonctionnement cambial est également rythmique : à chaque période d'activité méristématique apicale correspond l'édification, par le cambium, d'un nouvel anneau de bois et d'un nouveau manteau laticifère au sein des tissus libériens.

Après l'étude de quelques anomalies de la croissance rythmique, deux hypothèses sont proposées pour élucider le mécanisme de cette croissance. L'étude expérimentale démontre que le rythme résulte d'une compétition, sur le plan hydrique, entre les feuilles en maturation et le méristème qui leur a donné naissance.

Summary : The endogenous rythm conditioning the aerial growth of *Hevea* is reported upon, alike from the standpoint of description and concrete experiments.

An analysis is given of the variation in foliar morphology, the curve of growth and the mitotic activity in the growing apex. A comparison is drawn between the mitotic activity of the apex, and the concentration's curve of auxine at the apex in agreement with Gener (1966).

Germination, branching, and flowering are controlled by the growth's rythm. Cambial activity is also cyclical; in relation with the periods of meristematic activity at the apex are structured the wood-rings, and are determinated the formation of new laticiferous layers within the liber.

Following an enquiry of certain anomalies in the growth's rythm, two working hypothesis are being advanced in order to account for the mechanism of the growth. Experimental work shows that the rythm results from a competition, for the water supply, between the leaves in course of development, and the meristem from which they arise.

L'examen des travaux consacrés à la croissance rythmique[1] de l'Hévéa montre que ce phénomène remarquable n'a pas encore fait l'objet d'une description précise. Si l'aspect externe et global en est

1. Ou croissance par « flush » des auteurs anglais.

Source : MNHN, Paris

relativement bien connu, il semble que l'on ne sache rien, ou presque rien, de la biologie et de la physiologie du méristème à fonctionnement périodique, ni de la causalité du rythme.

Ceci est vrai, d'ailleurs, pour l'ensemble des arbres tropicaux à croissance rythmique — à l'exception du Théier (*Camellia thea* Link, Théacées), admirablement étudié, à ce point de vue, par Bond (1942 et 1945).

Le présent travail ambitionne de jeter les bases d'une connaissance précise de la croissance rythmique; de confronter les résultats acquis chez l'Hévéa avec ce que l'on sait actuellement de la croissance rythmique des végétaux ligneux; d'ouvrir la voie, enfin, à quelques perfectionnements des techniques utilisées en agronomie de l'Hévéa.

I. MATÉRIEL UTILISÉ

Parmi les arbres tropicaux à croissance rythmique dont nous ayions connaissance, l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll.-Arg., Euphorbiacées-Crotonoïdées) est incontestablement le plus favorable à une telle étude, parce que c'est une espèce robuste, d'élevage facile, à croissance rapide et à rythme court et stable.

Les plants utilisés ici sont, sauf indication contraire, des semenceaux ayant pour parent maternel le « clône de greffe » LCB 1320; ils sont élevés sous abri grillagé, dans des conditions aussi constantes et aussi favorables que possible; aussi leur croissance a-t-elle été remarquablement vigoureuse. La période observée débute à la germination et comprend l'apparition des premières branches; l'étude de la croissance de l'arbre adulte ne sera qu'ébauchée ici.

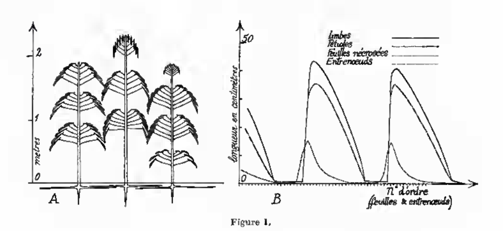


Figure 1.

Source : MNHN, Paris

II. DESCRIPTION DE LA CROISSANCE RYTHMIQUE DE L'AXE AÉRIEN

a) VARIATION DES DIMENSIONS FOLIAIRES

Le caractère le plus remarquable du jeune Hévéa est la variation rythmique spectaculaire des dimensions foliaires d'un bout à l'autre de l'axe (fig. 1 A). Ceci est accompagné de variations dans la longueur des entrenœuds.

La figure 1 B qui indique les dimensions des limbes, des pétioles et des entrenœuds en fonction de leur position sur l'axe, rend compte de ces variations. Cette figure permet, en outre, plusieurs constatations utiles :

— Périodiquement, des feuilles de dimensions minimales coïncident avec des entrenœuds de longueur pratiquement nulle : ceci signifie que l'Hévéa différencie périodiquement des bourgeons.

— Les plus grandes feuilles sont édifiées immédiatement après les dernières écailles de chaque bourgeon et les dimensions foliaires diminuent lentement par la suite; le plus long entrenœud est celui qui sépare la dernière écaille de la première grande feuille; nous essaierons plus loin d'interpréter ces faits.

b) VARIATIONS DE LA MORPHOLOGIE FOLIAIRE

En liaison avec les variations de taille, les feuilles et leurs bourgeons axillaires présentent des variations morphologiques considérables (fig. 2 et 3 *a*). On distingue trois sortes de feuilles :

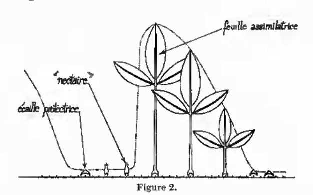


Figure 2.

— des feuilles assimilatrices normales, de dimensions échelonnées. Les plus grandes atteignent des dimensions importantes, 80 cm à 1 m de longueur; leur bourgeon axillaire est volumineux, saillant, formé de 4-6 ébauches foliaires. Les plus petites, de l'ordre du centimètre, subissent une nécrose précoce; leur bourgeon axillaire est réduit, enfoncé dans le parenchyme cortical, et constitué de 2-3 ébauches seulement.

Source : MNHN, Paris

— des feuilles bloquées à un stade précoce de leur ontogenèse, qui restent à l'état d'écailles protectrices du méristème. Ce sont des bases foliaires, d'allure normale, avec des stipules aussi développées que celles des feuilles assimilatrices; mais leurs limbes restent inhibés, et ces écailles ne dépassent pas 2-3 mm de hauteur. Leur bourgeon axillaire est peu visible.

— enfin des feuilles réduites qui, après avoir été bloquées dans leur développement, comme les précédentes, différencient, lors du cycle morphogénétique suivant, un limbe de 4-10 mm de longueur, fortement glandularisé. Parkin (1964) et Frey-Wyssling (1933) les qualifient de « nectaires extra-floraux ». Ces feuilles glandulaires produisent, en effet, un liquide visqueux, translucide et sucré, qui attire les fourmis (fig. 3 *b*). Leurs bourgeons axillaires sont un peu plus développés que ceux des feuilles écailles.

Le nombre des feuilles émises est variable d'un cycle à l'autre : on compte, par exemple, 15-25 feuilles assimilatrices et 7-10 écailles

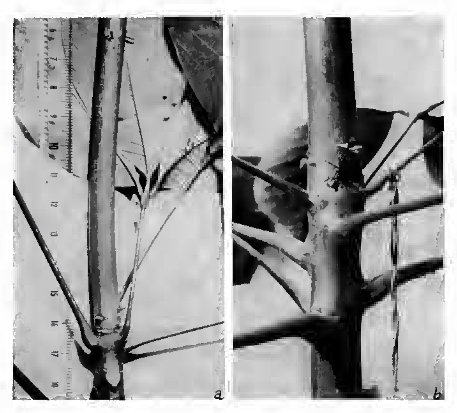


Fig. 3. — **a**, la zone de raccord entre deux unités de croissance successives; **b**, fourmi léchant les glandes de Frey-Wyssling.

Source : MNHN, Paris

et glandes, par cycle, au sommet d'un jeune Hévéa de 3 m de haut. Les deux hélices foliaires, réalisant une phyllotaxie spiralée d'indice 3/8, sont conservées d'un cycle à l'autre, leur pas variant périodiquement.

c) VARIATION DE LA VITESSE DE CROISSANCE

On sait depuis très longtemps que la croissance de l'Hévéa est rythmique : ce phénomène semble avoir été décrit pour la première fois par Huber (1898), suivi par de très nombreux auteurs. Des périodes de croissance rapide alternent rythmiquement avec des périodes de croissance nulle, de sorte que l'axe aérien peut être considéré comme formé d'une succession linéaire d'*unités de croissance*.

Dubois (1962) donne une courbe de la croissance cumulée d'un jeune Hévéa pendant 4 mois. Pekel (1962) étend cette courbe à une durée d'un an, et y ajoute la croissance différentielle sous forme d'une série de courbes « en cloche » symétriques.

La présente courbe (fig. 4) confirme les résultats de nos prédécesseurs. Les périodes de croissance rapide y sont représentées par des sigmoïdes, et les périodes de croissance nulle, par des paliers horizontaux.

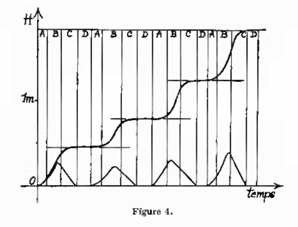


Figure 4.

La durée totale du cycle est, en moyenne, de 42 jours, dans l'exemple étudié.

Notre courbe différentielle diffère toutefois de celle de Pekel, en ce qu'elle est nettement dissymétrique. Cette précision résulte de l'analyse des courbes de croissance quotidienne de 15 plants (ayant pour parent ♀ le « clône de greffe » Tj 1) pendant 80 jours. L'étude mathématique de cette courbe reste à faire; mais sa forme dissymétrique permet de prévoir *a priori* que le freinage de la croissance n'est pas dû à la seule disparition du facteur responsable de cette croissance, ce qui sera confirmé expérimentalement par la suite.

Les plants étudiés ici étant maintenus dans des conditions favorables

Source : MNHN, Paris

aussi constantes que possible, il est clair que le rythme de croissance est d'origine interne. Il s'agit d'un phénomène automatique (Lavarenne-Allary 1965) indépendant, quant à son déterminisme, des facteurs du milieu. Dans des conditions constamment favorables, l'influence de la constitution génétique est démontrée par le fait que deux pieds jumeaux, issus du clivage d'une graine, croissent de façon synchrone, alors que deux pieds issus de graines différentes ont des fonctionnements apicaux désynchronisés.

d) LES DIFFÉRENTS STADES DU CYCLE MORPHOGÉNÉTIQUE

Ils ont fait l'objet d'une redescription récente par Martin (1966) et Gener (1966), qui distinguent quatre stades :

— Stade A — Débourrement (fig. 5 A et 6 A).

Les feuilles-écailles constituant le bourgeon terminal s'ouvrent, et la nouvelle unité de croissance apparaît. Ce stade dure, en moyenne, 9 jours.

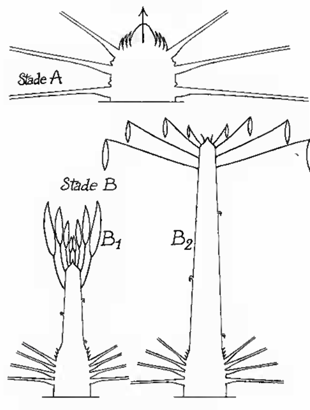


Figure 5.

Source : MNHN, Paris

— Stade B — Croissance (fig. 5 B et 6 B).

On constate l'élongation rapide des entrenœuds séparant les écailles formées lors du cycle précédent. Les nouvelles feuilles assimilatrices sont d'abord anthocyaniques, avec le limbe dressé verticalement (B_1); puis les limbes se renversent vers le sol et la teinte rouge s'atténue (B_2). Cette évolution dépend des dimensions propres de chaque feuille : au



Fig. 6. — Stades du cycle morphogénétique de l'Hévéa : **A**, débourrement; **B**, croissance; **C**, maturation foliaire; **D**, dormance.

Source : MNHN, Paris

stade B, la maturation foliaire n'est pas synchrone. Le stade B dure, en moyenne, 11 jours.

— Stade C — Maturation foliaire (fig. 6 C et 7 C).

La maturation foliaire, déjà amorcée au stade précédent, devient spectaculaire; on constate un accroissement rapide de la surface des limbes, avec un synchronisme parfait entre les différentes feuilles assimilatrices, quelles que soient leurs dimensions; peu de tissus de soutien : les limbes pendent, flasques; peu de chlorophylle : les limbes sont d'un vert très clair caractéristique. Le stade C dure, en moyenne, 10 jours.

Le synchronisme dans la maturation des feuilles, *indépendamment de leurs dimensions*, ne va pas sans quelques difficultés. Il se trouve en effet une période critique, dans l'ontogenèse foliaire, où les ébauches, longues à peine de quelques millimètres, ont déjà amorcé la différenciation d'un pétiole et d'un limbe trifoliolé. De telles ébauches, lors du stade C,

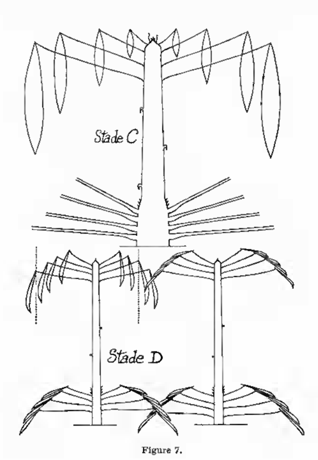


Figure 7.

Source : MNHN, Paris

sont trop différenciées pour pouvoir se transformer en écailles de bourgeon, mais pas assez pour pouvoir se changer en feuilles assimilatrices fonctionnelles, la maturation ne pouvant intervenir sur ce matériel embryonnaire. On constate que *ces feuilles se nécrosent*, et qu'un hiatus s'établit, visible sur la figure 2, entre la dimension de la dernière feuille assimilatrice et celle de la première écaille.

— Stade D — « Dormance » (fig. 6 D et 7 D).

Nous considérons, comme le début de ce stade, le moment où les limbes ne sont plus passivement livrés à la pesanteur, et commencent à se redresser. Ce stade dure, dans l'exemple étudié, 12 à 13 jours.

L'expression « bourgeon dormant », habituelle en hévéaculture, n'est pas rigoureuse; le stade D, en effet est complexe : la dormance véritable commence au stade C et se termine *pendant le stade D*, sans que la levée de dormance soit extérieurement décelable.

Ainsi défini, ces quatre stades, classiques en hévéaculture, sont remarquablement utiles sur le terrain, et caractérisables d'un coup d'œil.

Il importait cependant d'en améliorer la définition; c'est ce que nous avons voulu faire en précisant, à chaque stade, l'état du méristème apical.

e) COMPORTEMENT DU MÉRISTÈME APICAL AUX DIFFÉRENTS STADES

Technique : Les prélèvements d'apex sont effectués toujours au même moment de la journée, pour supprimer l'effet des fluctuations méristématiques de rythme quotidien. La fixation est immédiate, par ébullition sous vide dans le Navaschine. Les coupes, longitudinales, sont faites au microtome à paraffine, à 10 μ d'épaisseur, puis colorées au Feulgen.

Les mitoses sont comptées dans les 11 coupes les plus axiales, c'est-à-dire, dans la coupe axiale elle-même, dans les 5 précédentes et dans les 5 suivantes. La position des mitoses est repérée à la chambre claire, ainsi que l'orientation des fuseaux mitotiques; enfin, les mitoses des 11 coupes sont cumulées sur un même dessin, celui de la coupe axiale. On constatera que quelques mitoses se trouvent « dans le vide »; cela est dû à la variation du contour des organes d'une coupe à l'autre.

RÉSULTATS :

— Stade A (fig. 8 A-B_1) : Très nombreuses mitoses dans le méristème apical, les méristèmes axillaires et les ébauches foliaires; active néoformation de feuilles.

— Stade B (fig. 8 B) : L'activité méristématique est en baisse[1],

1. La différence de densité mitotique entre les stades A et B est plus faible qu'on pourrait le croire en comparant les figures 9 et 10. Le méristème apical est, en effet, plus large au stade B qu'au stade A : la zone explorée, d'une profondeur d'environ 110 μ, intéresse les segments antérieur et postérieur de l'anneau initial au stade A, alors qu'elle les évite au stade B. Cette remarque rend compte également du grand nombre de mitoses dans la zone centrale du méristème de la figure 9; une partie de ces mitoses appartient, en fait, à l'anneau initial.

Source : MNHN, Paris

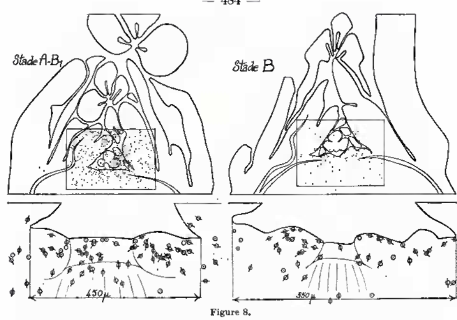


Figure 8.

les mitoses, cependant, sont encore nombreuses, et la néoformation de feuilles se poursuit.

— Stade C (fig. 9) : Les mitoses sont très rares, et presque exclusivement limitées aux dernières ébauches foliaires : il n'y a plus de néoformation de feuilles.

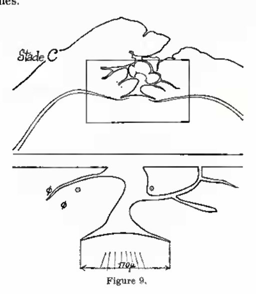


Figure 9.

Source : MNHN, Paris

— STADE D (fig.10) : Pendant les 8 premiers jours du stade D, nous ne trouvons plus aucune mitose, ni dans le méristème apical, ni dans les ébauches foliaires, ni dans les méristèmes axillaires (fig. 10). Le méristème apical, « en vie ralentie, est insensible aux conditions extérieures favorables », il s'agit donc d'une vraie *dormance* (HELLER, 1962) au moins en première approximation. Cytologiquement, les noyaux des cellules méristématiques dormantes sont tout à fait caractéristiques par leur faible colorabilité.

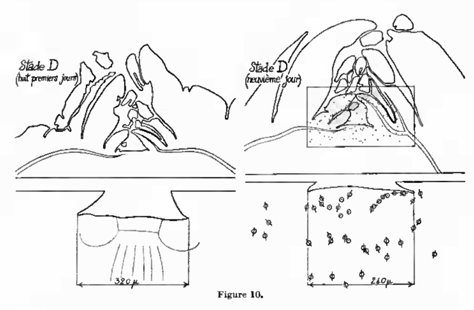


Figure 10.

On constate un net grossissement du diamètre de l'axe, par auxèse, entre le stade C et le stade D.

Au neuvième jour du stade D, c'est-à-dire 4 jours environ avant le débourrement, les mitoses réapparaissent dans le méristème apical et dans les méristèmes axillaires. Elles réapparaissent aussi dans les dernières ébauches foliaires, qui amorcent à cet instant leur différenciation glandulaire. Enfin, on constate la formation de nouvelle feuilles, qui deviendront les premières grandes feuilles assimilatrices de la nouvelle unité de croissance.

Ces résultats sont groupés sous forme graphique dans la figure 11, qui met en parallèle la courbe de croissance différentielle avec la courbe d'activité méristématique apicale. Pour l'établissement de cette dernière, les mitoses ont été dénombrées à l'intérieur d'un parallépipède méristématique d'épaisseur constante 110 μ, ayant pour arête de base la largeur du méristème au stade considéré.

Pour simplifier, l'activité méristématique est représentée ici (fig. 11) par une courbe symétrique; mais la forme exacte de cette courbe reste

Source : MNHN, Paris

à préciser, et l'étude statistique de nombreux méristèmes amènerait peut-être à lui donner une forme dissymétrique.

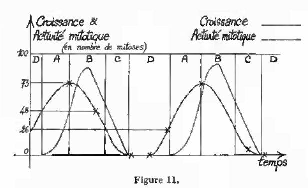


Figure 11.

f) CONCENTRATION EN AUXINE DANS L'APEX AUX DIFFÉRENTS STADES

On sait que l'acide β indolyl acétique (A.I.A.) est synthétisé par les méristèmes et les ébauches foliaires en état de vie active (HELLER, 1962). L'alternance rythmique, au niveau du méristème caulinaire d'Hévéa, de périodes de vie active et de vie ralentie, permettait d'avancer l'hypothèse d'une variation rythmique de la concentration en A.I.A. dans l'apex.

Une tentative de mesure de la concentration en A.I.A. dans l'apex, aux différents stades, a été effectuée par P. GENER (1966) à l'IRCA. En l'absence d'une chambre à auxines, la méthode du test Avoine (WENT, 1928) n'a pu être utilisée, et ces mesures ont été faites par des méthodes chimiques. La première est une méthode de dosage colorimétrique, basée sur la coloration rouge du réactif de SALKOWSKY en présence d'A.I.A.; la deuxième est une méthode chromatographique utilisant la coloration bleue du réactif d'EHRLICH.

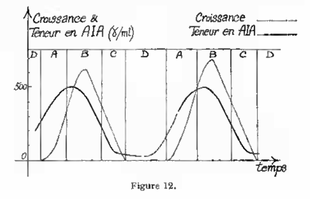


Figure 12.

Source : MNHN, Paris

Les résultats sont groupés dans la figure 12; la courbe de croissance différentielle est mise, ici encore, en parallèle avec la courbe de concentration auxinique; cette dernière est malheureusement incomplète dans la zone qui correspond à la fin du stade D.

Ces résultats doivent être considérés comme provisoires, compte tenu du fait que les seules méthodes permettant des dosages précis d'auxine sont les méthodes biologiques (Test Avoine); nous conserverons cependant l'hypothèse d'une variation rythmique de la concentration en acide β indolyl acétique dans l'apex d'Hévéa.

Cette hypothèse, nous allons le voir, rend compte de l'ensemble des faits observés.

On sait que l'A.I.A. n'a pratiquement pas d'action sur le méristème qui le synthétise. Son action s'exerce, plus bas, sur l'élongation cellulaire, la différenciation des vaisseaux et la prolifération du cambium. Le retard de la courbe de croissance par rapport à la courbe de concentration auxinique nous semble correspondre à la durée de migration de l'auxine depuis le méristème apical jusqu'aux tissus sous-jacents.

Les premiers tissus sur lesquels va agir l'A.I.A. sont évidemment des tissus élaborés à la fin du cycle morphogénétique précédent; cette action ne pourra se faire sentir que dans la mesure où les cellules auront conservé leurs possibilités d'allongement, c'est-à-dire, en particulier, des membranes souples. Chaque cellule est d'autant plus éloignée de cet état juvénile qu'elle est plus ancienne. Ceci explique le gradient d'allongement des entrenœuds que l'on observe (fig. 1 B) entre les écailles qui constituaient le bourgeon : les écailles les plus externes restent télescopées, les autres sont dissociées par un allongement axial d'autant plus fort qu'elles sont plus jeunes, c'est-à-dire, situées à un niveau plus élevé sur l'axe. L'entrenœud le plus long correspond aux tissus les plus récents, entre la dernière écaille du bourgeon précédent et la première feuille assimilatrice.

g) FONCTIONNEMENT DU CAMBIUM

On sait que l'acide β indolyl acétique détermine la prolifération des cambiums (HELLER 1962, TEPPER et HOLLIS 1967). L'existence d'une variation rythmique de la concentration en auxine dans l'apex permettait de prévoir un fonctionnement cambial rythmique; nous avons pu le vérifier, par une étude anatomique dont les résultats sont groupés dans la figure 13 *a*.

Sur un axe aérien d'Hévéa, l'unité de croissance la plus récente ne comprend qu'une seule couche de bois; celle d'avant en comprend deux, etc... Les stries du bois sont juste décelables à l'œil nu, et très clairement visibles sur les coupes colorées au Carmin-Vert d'Iode.

De la base au sommet d'une même unité de croissance, le nombre de couches de bois reste constant.

La formation des cellules laticifères par « manteaux » successifs au sein des tissus libériens — le manteau le plus interne étant le plus récent (FERRAND, 1944) — est à mettre en liaison avec le fonctionnement

Source : MNHN, Paris

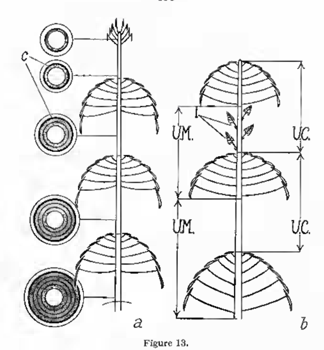


Figure 13.

rythmique du cambium : l'unité de croissance la plus récente ne contient qu'un seul manteau laticifère — d'ailleurs discontinu et d'observation difficile —, celle d'avant en contient deux, puis trois, etc. De la base au sommet d'une même unité de croissance, le nombre de manteaux laticifères reste constant.

Toutes ces observations montrent que le cambium aérien d'Hévéa a un fonctionnement rythmique, synchronisé avec le fonctionnement apical.

Dans la pratique, l'existence d'un rythme cambial implique que certaines précautions soient prises lors du greffage. Ainsi que l'a montré Gener (1966), les résultats du greffage sont significativement meilleurs lorsque l'apex du porte-greffe est au stade A ou B.

Ce qui précède permet une interprétation simple de ce résultat : les stades A et B sont ceux où une activité méristématique intense dans l'apex entraîne, par l'intermédiaire des synthèses d'auxine, une intense activité cambiale du porte-greffe, donc une soudure rapide du greffon.

h) UNITÉS DE CROISSANCE ET UNITÉS DE MORPHOGÉNÈSE

Les résultats de l'étude morphologique amènent à distinguer, dans l'organisation de l'axe aérien d'Hévéa, deux unités distinctes (fig. 13 *b*).

— les unes ont une morphogenèse ininterrompue, mais s'allongent en deux temps; ce sont les *unités de morphogenèse* (U.M.).

Source : MNHN, Paris

— les autres sont édifiées en deux temps, mais s'allongent de façon ininterrompue; ce sont les *unités de croissance* (U.C.). Hétérogènes du point de vue morphogénétique, ces unités de croissance se composent d'un « tronçon préformé » et d'un « tronçon néoformé », ainsi que l'a montré P. RIVALS (1965 à 1967), chez divers arbres fruitiers. L'Hévéa est donc un arbre « hétérophyllé » au sens de KOZLOWSKI et CLAUSEN (1966).

i) LA CROISSANCE RYTHMIQUE CHEZ LA PLANTULE

La figure 14 représente la variation de longueur des unités de croissance successives en fonction de l'âge de la plante. Les mesures ont été faites sur l'axe primaire de 70 semenceaux ayant pour parent maternel le « clône de greffe » Tj 1.

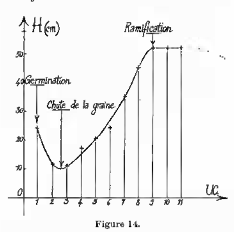


Figure 14.

On constate que la première unité est nettement plus longue que la deuxième. Après la troisième, qui est la plus courte, la longueur de l'unité de croissance augmente rapidement; après la neuvième, elle se stabilise, puis diminue chez l'adulte.

On interprète facilement la forme de cette courbe si l'on tient compte :

— de l'influence des réserves séminales sur la croissance de la plantule : la graine, vidée de ses réserves, se détache habituellement au cours du troisième cycle de croissance.

— du développement des axes latéraux qui se situe habituellement, chez Tj 1, au neuvième cycle de croissance; lors de la ramification, le jeune arbre est haut de 2,40 m en moyenne, et la croissance de l'axe primaire se ralentit.

j) LA CROISSANCE RYTHMIQUE CHEZ L'ADULTE, RAMIFICATION, FLORAISON

Le rythme décrit ci-dessus n'est pas particulier au jeune arbre; il caractérise la croissance de l'Hévéa quel que soit son âge; il conditionne, en particulier, sa ramification et sa floraison.

Source : MNHN, Paris

A la fin du stade D, l'activité mitotique reprend dans les méristèmes axillaires en même temps que dans le méristème terminal. Si la plante est suffisamment vigoureuse pour se ramifier, ce qui se produit après une période de croissance monocaule de 1-2 ans, le débourrement (stade A) intervient en même temps pour le bourgeon terminal et pour les bourgeons axillaires : la plante se ramifie.

Par l'intermédiaire du polymorphisme foliaire, le rythme apical commande la localisation topographique de la ramification : en effet, les bourgeons axillaires qui assurent la ramification sont ceux des feuilles assimilatrices de dimensions moyennes; les inflorescences sont localisées aux aiselles des feuilles assimilatrices les plus grandes, ou aux aisselles des « nectaires extra-floraux » (fig. 13 *b*).

III. QUELQUES ANOMALIES DE LA CROISSANCE RYTHMIQUE

Avant de formuler des hypothèses concernant le mécanisme de la croissance rythmique, il n'est pas sans intérêt d'observer quelques cas anormaux.

a) LES REJETS DE SOUCHE

Des renseignements intéressants ont été fournis par l'analyse morphologique des rejets de souche (Martin, 1966), schématisés dans la figure 15.

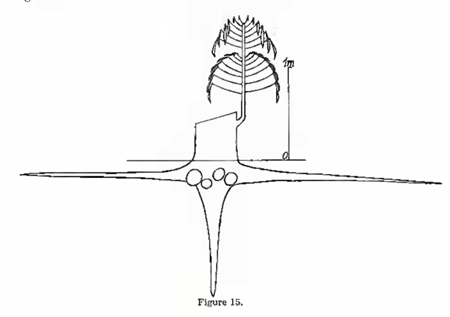


Figure 15.

Source : MNHN, Paris

La physiologie du rejet de souche est dominée par l'existence d'un déséquilibre entre un important apport de métabolites venus de la base du végétal, et une utilisation réduite de ces métabolites par la partie aérienne qui ne comporte qu'un seul méristème actif. Deux anomalies de la croissance rythmique semblent liées à ce déséquilibre :

— Brièveté anormale du stade D = une nouvelle unité de croissance apparaît avant que les feuilles de l'unité précédente ne soient adultes.

— Altération du synchronisme de maturation foliaire : sur une même unité de croissance on peut observer des feuilles au stade C à la base, et des feuilles anthocyaniques (stade B) au sommet.

Ceci semble résulter d'un antagonisme entre le système normal de régulation, et une vigueur exceptionnelle = l'inhibition des mitoses commence anormalement tard dans les feuilles, et elle cesse anormalement tôt dans le méristème apical.

La croissance rythmique elle-même, avec ses caractéristiques essentielles, est cependant conservée sur les rejets de souche. Tel n'est pas le cas chez l'Hévéa « chandelle ».

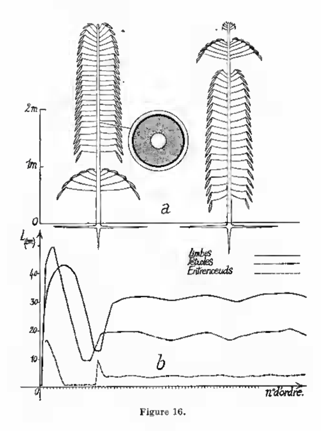


Figure 16.

Source : MNHN, Paris

b) L'HÉVÉA « CHANDELLE » (LAMP-BRUSH)

Chez l'Hévéa « chandelle » (fig. 16 *a*), connu des planteurs anglophones sous le nom de « lamp-brush », le rythme de croissance est aboli. Sur des segments d'axes pouvant atteindre plusieurs mètres de longueur, les feuilles ont des dimensions constantes (fig. 16 *b*), d'ailleurs nettement réduites par rapport aux plus grandes feuilles des Hévéas normaux; ces feuilles sont d'un vert sombre, et d'une texture coriace caractéristique; les entrenœuds sont également de longueur constante.

L'étude anatomique montre que le bois est dépourvu de stries d'accroissement (fig. 16 *a*), et que le nombre de manteaux laticifères est extrêmement réduit. Comme le méristème apical, le cambium fonctionne donc sans interruption.

La ramification étant, chez l'Hévéa, conditionnée par le rythme de croissance, les « chandelles » ne se ramifient pas; on en voit, de 5 mètres de hauteur, qui sont encore monocaules (fig. 17 *a* et *b*). On peut cependant, par décapitation, déterminer la mise en fonctionnement des méristèmes axillaires; l'anomalie ne semble pas se transmettre à ces derniers : d'après les quelques observations qui ont été faites, les rameaux latéraux ont une croissance rythmique normale.

L'anomalie est instable, et une « chandelle » peut, après plusieurs mètres de croissance continue, retrouver spontanément une croissance normale.

Contrairement à Ostendorf (1923), nous ne pensons pas que cette anomalie soit due à des conditions de croissance excessivement favorables. Nous donnerons, ci-dessous, notre interprétation du phénomène, fondée sur sa reproduction expérimentale.

IV. HYPOTHÈSES CONCERNANT LE MÉCANISME DE LA CROISSANCE RYTHMIQUE

Le principal problème posé par ce mode de croissance est celui du mécanisme de blocage de l'activité méristématique pendant le stade C et les 2/3 de la durée du stade D. La première hypothèse concernant ce mécanisme est due à Ostendorf (1933).

a) INSUFFISANCE DE LA VASCULARISATION AXIALE

Pour Ostendorf (1933), le blocage méristématique est dû à un déséquilibre entre la croissance de l'axe et la maturation de ses tissus vasculaires : au cours de la période d'élongation brutale (stade B), la différenciation vasculaire n'est pas assez rapide pour assurer au méristème apical la copieuse alimentation en eau nécessaire au maintien d'une activité mitotique élevée. Au stade C, l'eau ne suffit plus, et le méristème apical entre en vie ralentie; l'organogenèse s'arrête, ainsi que la production d'auxine, et l'élongation.

Au cours du stade D, la tige s'accroît en épaisseur, la différenciation vasculaire se réalise, le méristème se réhydrate, etc.

Source : MNHN, Paris



Fig. 17. — L'Hévéa à anomalie de croissance en « chandelles ».

Source : MNHN, Paris

Notons que Bond (1945), indépendamment de Ostendorf, admet que la croissance rythmique du Théier est due à un déficit hydrique périodique au niveau de l'apex.

L'étude anatomique confirme que les seuls vaisseaux fonctionnels, au stade B, sont des vaisseaux primaires de fin diamètre, annelés ou spiralés. Cependant, en l'absence de données précises sur le débit de ces vaisseaux, et sur les exigences hydriques du méristème, l'étude anatomique ne permet pas de conclure.

Une objection s'impose, à l'encontre de l'hypothèse de Ostendorf : s'il s'agit réellement d'une insuffisance de la vascularisation axiale, les jeunes feuilles devraient manquer d'eau comme le méristème apical, et en même temps que lui.

Mais on constate, au contraire, que l'arrêt du fonctionnement méristématique apical coïncide avec la phase la plus spectaculaire de la maturation foliaire (stade C). Cette maturation, qui implique essentiellement des élongations cellulaires, ne saurait s'effectuer sans eau.

Ceci nous amène à interpréter le blocage méristématique comme le résultat d'une compétition entre les feuilles et le méristème qui leur a donné naissance.

b) COMPÉTITION ENTRE LES FEUILLES ET LE MÉRISTÈME APICAL

Dans cette hypothèse, la vascularisation du jeune axe alimenterait en eau, alternativement, le méristème apical, puis les jeunes feuilles en maturation. Les phénomènes s'enchaîneraient de la façon suivante :

Stade A — Les feuilles, encore embryonnaires, attirent relativement peu d'eau; le méristème apical, largement alimenté, est très actif.

Stade B — La compétition commence à se faire sentir; les feuilles attirent de plus en plus d'eau, au détriment de l'apex dont l'activité diminue.

Stade C — La maturation foliaire requiert la totalité de l'eau disponible. Le méristème apical, sous-alimenté, s'arrête de fonctionner. Cette situation se maintient pendant les huit premiers jours du stade D.

Derniers jours du stade D. Les feuilles ont achevé leur maturation et leurs besoins en eau diminuent. L'alimentation hydrique de l'apex est de nouveau assurée, et l'activité mitotique reprend progressivement.

Cette hypothèse a été confirmée expérimentalement.

V. ABOLITION EXPÉRIMENTALE DU RYTHME DE CROISSANCE

Il est possible de limiter la consommation d'eau requise par la maturation des feuilles, en limitant la surface foliaire. Si chaque feuille est réduite environ des 2/3 de sa surface, la vascularisation axiale suffit pour alimenter en eau, à la fois, les jeunes feuilles et l'apex.

Source : MNHN, Paris

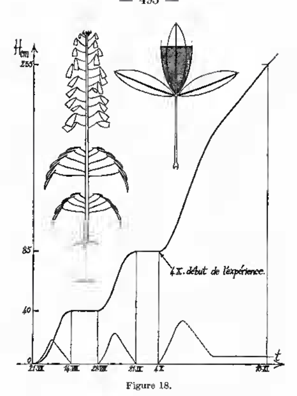


Figure 18.

Technique : Au stade B1, lorsque les jeunes feuilles ont environ 10 mm de longueur, on enlève les ébauches des deux folioles latérales. Pour conserver à la foliole médiane sa surface normale, il est nécessaire de la raccourcir régulièrement, jusqu'à la fin de sa maturation, sinon elle acquiert une surface triple de la normale et l'expérience échoue.

On répète la même opération à mesure qu'apparaissent de nouvelles feuilles; le latex, en coagulant sur les blessures, empêche toute nécrose.

Résultats : Dans ces conditions, on obtient la reproduction expérimentale de l'anomalie que nous avons décrite sous le nom de « chandelle »; le méristème apical fonctionne de façon lente, mais continue; l'allongement quotidien de l'axe est d'environ 2 cm. Les feuilles et les entrenœuds qui les séparent, sont de dimensions presques constantes (fig. 18)[1].

1. La réduction des 2/3 de la surface de chaque feuille n'entraîne pas une réduction des 2/3 de la surface foliaire totale. Au contraire, *du fait que toutes les feuilles se développent également*, la surface foliaire du pied en expérience est supérieure d'environ 50 % à celle de l'Hévéa normal. Les chiffres ci-dessous permettent de comparer, à

Source : MNHN, Paris

Ce résultat autorise un essai d'interprétation de l'anomalie « chandelle ». Nous avons vu que les feuilles de l'Hévéa « chandelle » sont nettement réduites par rapport aux plus grandes feuilles des Hévéas normaux. Peut-être s'agit-il d'une mutation qui empêche le plein développement des ébauches foliaires? La fréquence d'apparition des « chandelles » dans les plantations ne contredit pas cette hypothèse.

Guinier (1935) signale une mutation analogue chez le Sapin, *Abies alba.*

VI. ACTION DES FACTEURS EXTERNES SUR LE RYTHME DE CROISSANCE

Le rythme de croissance de l'Hévéa est de nature endogène; sa persistance dans des conditions externes constamment favorables en apporte la preuve.

Indépendant, *quant à son déterminisme,* des facteurs du milieu, ce rythme est sous la dépendance de ces facteurs *quant à ses modalités d'expression.* Il se trouvera bloqué si l'un des facteurs de l'environnement tombe au-dessous d'une valeur seuil; il se trouvera, au contraire, accéléré par un environnement devenant de plus en plus favorable.

a) BLOCAGE DE LA CROISSANCE; INFLUENCE DE LA SÉCHERESSE

Des observations effectuées à l'I.R.C.A. (Abidjan) pendant trois années consécutives ont permis de connaître l'influence des principaux facteurs du climat (pluviométrie, évaporation, insolation, température) sur le rythme de croissance.

Nous nous contenterons de résumer ici les résultats de cette étude (R. Martin, 1966) :

— Pendant la période considérée, les variations d'évaporation, d'insolation et de température n'ont pas influencé la croissance de façon sensible.

— La pluviométrie, par contre, est descendue saisonnièrement au-dessous d'un seuil, entraînant l'arrêt de la croissance. C'est un fait

longueurs d'axe égales, les surfaces foliaires de l'Hévéa « chandelle » et de l'Hévéa normal :

	Unité de croissance n° 1. Longueur 45,5 cm.	Unité de croissance n° 2. Longueur 52 cm.
Surface foliaire de l'Hévéa normal.	6.081 cm²	6.447 cm²
Surface foliaire de l'Hévéa « chandelle ».	8.896 cm² (augmentation de 45 %).	9.963 cm² (augmentation de 55 %).

Source : MNHN, Paris

bien connu des planteurs, que l'Hévéa ne pousse pas en saison sèche. Dans les conditions climatiques et pédologiques qui sont celles de l'I.R.C.A., le seuil de pluviométrie au-dessous duquel la croissance se trouve ralentie, voire arrêtée, est d'environ 95 mm d'eau par mois. Ceci correspond aux deux saisons sèches, décembre-janvier-février et août-septembre. Pendant la grande saison sèche, l'arbre se défeuille, au moins partiellement.

— Lorsque les conditions externes deviennent défavorables les cycles de croissance en cours s'achèvent, et les bourgeons restent au stade D pendant toute la mauvaise saison. Une propriété très générale des tissus ou organes en vie ralentie est de présenter une très grande résistance aux conditions défavorables (HELLER, 1962).

— Après la saison sèche, l'arrivée des pluies détermine un premier cycle de croissance, qui est synchrone pour l'ensemble de la population. Chaque arbre possédant son rythme propre, les cycles ultérieurs deviennent progressivement asynchrones.

b) ACCÉLÉRATION DU RYTHME; INFLUENCE DE LA LUMIÈRE

Un accroissement de l'énergie lumineuse reçue par la plante entraîne une accélération du rythme. Ceci a été observé, chez le Cacaoyer, par GREENWOOD et POSNETTE (1950), et démontré expérimentalement, chez l'Hévéa, par PEKEL (1962).

Expérience d'une durée de 20 semaines :

8 heures de lumière et 16 heures d'obscurité	8 cycles.
16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité	16 cycles.

Un accroissement de l'énergie incidente, en accélérant la maturation foliaire, diminue la durée du blocage méristématique apical, donc la durée totale du cycle.

VII. CROISSANCE DES RACINES

La croissance aérienne de l'Hévéa étant fondamentalement rythmique, il nous a semblé intéressant de recbercher si la croissance souterraine présentait, ou non, le même caractère.

TECHNIQUES : Le premier dispositif utilisé est un tube de verre incliné, empli de terre, et protégé de la lumière par un manchon amovible de papier opaque. Le jeune Hévéa y est implanté comme le montre la figure 19. Le pivot, ne pouvant croître verticalement, rampe sur le verre le long de la ligne de plus grande pente; il est donc possible de mesurer son allongement quotidien. Par cette méthode, 4 Hévéas ont été suivis, à partir de la graine, pendant la durée de 4 cycles de croissance aérienne (100 jours).

Une vérification a été faite en culture hydroponique, ce qui a permis

Source : MNHN, Paris

de suivre de façon directe, la croissance des racines, en particulier des racines latérales plagiotropes. Par cette méthode, 5 Hévéas ont été suivis, à partir de la graine, pendant la durée de 3 cycles de croissance aérienne (68 jours).

Résultats : La racine a une croissance continue (fig. 19); son méristème apical fonctionne sans interruption, quel que soit le stade de la croissance aérienne. Ceci reste vrai, pour le pivot comme pour les racines latérales, tant que les conditions externes restent favorables à la croissance.

Le bois, dans la racine, ne présente pas de stries d'accroissement : le cambium racinaire a donc un fonctionnement continu.

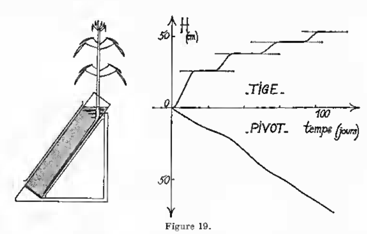


Figure 19.

VIII. COMPARAISON AVEC D'AUTRES RYTHMES DE CROISSANCE OBSERVÉS CHEZ LES VÉGÉTAUX

Nozeran et Bompar (1965) ont attiré l'attention sur les similitudes qui existent entre la croissance rythmique de *Cephalolaxus* et la croissance par « vagues » observée chez certains champignons et décrite par plusieurs auteurs dont Chevaugeon (1959) et Jerebzoff (1965). La ramification intense des hyphes, qui donne naissance aux « vagues » des cultures mycéliennes, a été comparée au fonctionnement d'un méristème de plante supérieure, tandis que l'allongement des hyphes, entre les vagues, était comparée à l'auxèse (Bitancourt et Rossetti, 1949).

Il est clair que de telles comparaisons peuvent être fructueuses; il semble cependant qu'il ne faille pas les pousser trop loin, les phénomènes de croissance rythmique, tels qu'ils se présentent chez les champignons (déterminisme monogénique du rythme, influence du milieu de culture, passage graduel d'un rythme exogène à un rythme endogène, etc. voir Jerebzoff, 1965) étant nettement distincts de ceux qui ont été étudiés ici.

Source : MNHN, Paris

C'est donc plutôt avec la croissance d'autres arbres, tropicaux et tempérés, que nous comparerons la croissance de l'Hévéa. Ce type de croissance rythmique (flushing) ne semble pas exister chez les herbes. Quelques genres, comme *Euphorbia* ou *Phyllanthus*, qui contiennent à la fois des arbres et des herbes, permettent de vérifier que des espèces ligneuses, présentant une croissance rythmique, voisinent avec des espèces annuelles qui n'en présentent pas.

a) ARBRES DES RÉGIONS TROPICALES

Chez les arbres tropicaux, la croissance rythmique est fréquente, et plusieurs travaux généraux ont été consacrés à cette question : KLEBS (1911-1912), QUETEL (1939), KWAN KORIBA (1958). L'alternance de phases de croissance et de dormance est « presque universelle parmi les plantes ligneuses, même sous les tropiques », d'après ROMBERGER (1963).

En Côte d'Ivoire, nous avons pu observer la croissance rythmique chez des Gymnospermes *(Podocarpus, Cycas)*, chez des Monocotylédones *(Dracæna* spp.*)* et chez de très nombreuses Dicotylédones appartenant à des familles variées, Méliacées : *Khaya ivorensis*, Euphorbiacées : *Spondianthus preussii*, Sterculiacées : *Chlamydocola chlamydantha*, Combretacées : *Terminalia superba*, Araliacées : *Cussonia bancoensis*, Cactacées, Lécythidacées, Ochnacées, etc. Parmi les arbres cultivés, autres que l'Hévéa, on trouve ce mode de croissance chez le Manguier (HOLDSWORTH, 1963; SCARRONE, 1964-1965-1966), le Cacaoyer (GREENWOOD et POSNETTE, 1950), les Citrus (REED et MAC DOUGAL, 1937; MARLOTH, 1949), *Cola nitida* et les autres Colatiers, le Théier (BOND, 1942-1945; WIGHT et BARUA, 1955).

Les auteurs qui décrivent des bourgeons, chez les arbres tropicaux, décrivent en fait l'une des manifestations de la croissance rythmique. Une étude récente des genres *Quercus*, *Lithocarpus*, *Castanopsis* et *Acer*, en Extrême-Orient tropical (LOROUGNON, 1966) en est un exemple, ainsi que le travail de POTTER (1890).

Chez tous les arbres que nous mentionnons ici la croissance s'effectue, *mutatis mutandi*, comme chez l'Hévéa. Nous signalerons cependant quelques exemples de variations :

— chez l'Hévéa et le Manguier, la croissance est d'emblée rythmique, et la germination correspond au premier cycle de croissance. Par contre, chez *Cussonia*, *Spondianthus*, *Lophira*, le rythme s'installe progressivement, après une phase plus ou moins longue de croissance ininterrompue.

— chez l'Hévéa, chaque cycle de morphogenèse donne naissance à des feuilles en nombre important (jusqu'à 30), donc variable. Chez d'autres espèces, ce nombre est beaucoup plus réduit, et pratiquement stable : 16 chez *Pentadesma butyracea* (Guttifères), 7 chez *Thea Sinensis* (Théacées) (BOND, 1942).

b) ARBRES DES RÉGIONS TEMPÉRÉES

Chez les arbres des régions tempérées et froides, des rythmes de croissance semblables à celui de l'Hévéa, mais accordés au rythme clima-

Source : MNHN, Paris

tique annuel, sont connus depuis longtemps. Les travaux les plus récents, à ce sujet, sont ceux de SACHER (1954) et de RUTTER (1957) sur divers Pins, de PARKE (1959) sur *Abies concolor*, de NOZERAN et BOMPAR (1965) sur divers *Cephalotaxus*, et surtout, de LAVARENNE-ALLARY (1965-1966) sur *Quercus*, *Fraxinus*, *Castanea* et *Fagus*. Ce dernier auteur démontre de façon rigoureuse le caractère endogène du rythme de croissance du chêne; l'ensemble de ses résultats nous amène à conclure à la complète identité de ce mode de croissance avec celui de l'Hévéa.

Le chêne, comme l'Hévéa, est un arbre à rythme de croissance endogène. L'Hévéa, vivant sous un climat presque continuellement favorable à sa croissance, exprime librement son rythme pendant toute l'année, sauf au fort de la saison sèche. Le chêne ne peut manifester ce rythme que pendant les quelques mois où les conditions externes sont favorables, et la brièveté de cette période (avril-septembre) n'autorise qu'un cycle de croissance par an, au moins chez l'adulte.

Les taillis de chêne, particulièrement vigoureux, permettent cependant d'observer plusieurs cycles de croissance par an : le premier a lieu normalement en avril, le deuxième intervient en juin et il est souvent le plus important (pousses de la Saint-Jean), le troisième — plus rare — est en août, et le quatrième — exceptionnel — en septembre. D'après BÜNNING (1956), une cinquième poussée pourrait encore avoir lieu; en fin d'automne, quelle que soit la vigueur de la plante, la diminution de la longueur du jour empêche le rythme interne de s'expliciter. La réalisation de plusieurs cycles de croissance par an s'accompagne d'un fonctionnement rythmique du cambium, qui se traduit par l'apparition, dans le bois, de plusieurs stries d'accroissement annuelles (GRUDZINSKAJA 1957, GUARD et POSTLETHWAIT 1959); nous avons retrouvé ceci chez l'Hévéa.

En maintenant artificiellement le jeune Chêne à une température constante de 27° C, LAVARENNE-ALLARY obtient une croissance rythmique, régulière et indéfinie. Par des méthodes comparables, KRAMER (1957) obtient le même résultat avec de jeunes Pins, ainsi que NOZERAN et BOMPAR (1965) avec des boutures d'axe plagiotrope de *Cephalotaxus drupacea* cultivées *in vitro*. BÜNNING (1956) rapporte des observations analogues faites sur un Hêtre introduit à Java; et de jeunes Chênes, introduits à Adiopodoumé (Côte d'Ivoire) ont le même comportement.

En augmentant la durée quotidienne d'éclairement (16 h) LAVARENNE-ALLARY accélère le rythme de jeunes Chênes maintenus en conditions « tropicales ». Le même résultat a été obtenu par PEKEL (1962) sur l'Hévéa.

Enfin, les observations faites par l'un de nous (M., 1966) sur les rejets de souche d'Hévéa viennent confirmer exactement celles de LAVARENNE-ALLARY sur les rejets de souche du Chêne : le méristème apical du rejet présente, corrélativement à une vigueur particulière, une particulière résistance à la dormance.

Source : MNHN, Paris

IX. CONCLUSIONS

Sur le plan pratique, la compréhension du rythme de croissance de l'Hévéa commande diverses améliorations des techniques culturales, et autorise certains projets pour des recherches ultérieures.

— Nous avons vu que, par l'intermédiaire du polymorphisme foliaire, le rythme apical commandait la localisation topographique de la ramification. Ceci devra être pris en considération dans le choix du greffon : il sera toujours préférable d'utiliser seulement les axillaires des feuilles assimilatrices de dimensions moyennes.

— On devra tenir compte, lors du greffage, de l'état dans lequel se trouve l'apex du porte-greffe. La soudure du greffon se faisant d'autant plus rapidement que le méristème apical est plus actif, le porte-greffe sera choisi en conséquence (Gener, 1966).

— Enfin, sachant que la production dépend dans une large mesure de la richesse de l'écorce en manteaux laticifères, et sachant que chaque manteau correspond à un cycle de croissance, peut-être pourrait-on établir une relation dès le jeune âge entre la production et la rapidité du rythme?

Sur le plan théorique, la principale conclusion de cette étude consiste en une interprétation nouvelle de la croissance rythmique de l'Hévéa : une compétition, pour l'alimentation hydrique, entre les feuilles et le méristème apical, est à l'origine du rythme.

Cette origine purement trophique n'empêche pas que le rythme ne soit accompagné de phénomènes de différenciation, particulièrement visibles au niveau des méristèmes axillaires (localisation des inflorescences aux aisselles des nectaires extra-floraux) et au niveau des tissus libériens (formation des manteaux laticifères).

L'apparition périodique d'un *bourgeon* véritable, dormant et clos, au sommet de l'axe aérien semble être le résultat essentiel de la croissance rythmique. Cette apparition, spontanée sous un climat presque constamment favorable, suggère que le bourgeon est peut-être une structure d'origine tropicale.

Favorisés par la sélection, les arbres des régions chaudes et humides ayant acquis, avec la croissance rythmique, la possibilité de protéger efficacement leurs méristèmes aériens, auraient pu s'implanter dans des régions à saison sèche ou à saison froide; un simple ajustement du rythme suffit alors pour faire coïncider, avec la saison défavorable, la période où les méristèmes sont à la fois dormants et entourés d'écailles protectrices.

Bibliographie

Bond, T. E. T. — Studies in the vegetative growth and anatomy of the Tea plant *(Camellia Thea* Link.*)* with special reference to the Phlœm — I, the flush shoot. Ann. Bot., N. S. **6** : 607-629 (1942).

— II, Further analysis of the flushing behaviour. Ann. Bot, N. S. **9** : 183-216 (1942).

Source : MNHN, Paris

Bitancourt, A. A. et Rossetti, V. — Rev. Brasil Biologica **9, 5** : 525-526 (1949).
Bünning, E. — Endogene Aktivitäts rhytmen. Handbuch der Pflanzenphysiologie. 11; 878-907-Springer-Verlag (1956).
— Entwicklungs und Bewegunsphysiologie der Pflanze. Springer-Verlag (1948).
Chevaugeon J. — La zonation du thalle, phénomène périodique autonome chez l'*Ascobolus immersus*. C. R. Acad. Sci. **248,** 9 : 1381-1384 (1959).
— Sur le déterminisme du rythme de croissance chez un mutant « vague » de l'*Ascobolus immersus*. C. R. Acad. Sci. **248,** 12 : 1841-1844 (1959).
Dubois, P. — Contribution à l'étude de la croissance par poussées successives chez *Hevea brasiliensis* Mull.-Arg. Agricultura, Louvain; 125-149 (1962).
Ferrand, M. — Phytotechnie de l'Hévéa *(Hevea brasiliensis)* Botanique. Amélioration. Culture et exploitation. Gembloux, et Paris. Maison Rustique (1944).
Frey-Wyssling, A. — Uber die physiologische Bedeutung der extra-floralen Nektarien von *Hevea brasiliensis* Müll.-Arg. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **42** (1933).
Gener, P. — Le greffage de l'Hévéa. Influence des stades de poussée foliaire du greffon et du porte-greffe sur la réussite du greffage. — Essai de mise en évidence de l'évolution de la concentration en A. I. A. dans les jeunes bourgeons d'Hévéa. Opuscule Technique, Service Agronomique de l'IRCA (1966).
Greenwood, M. and Posnette, A. F. — The growth flushes of Cacao. J. Hort. Sci. **25** : 164-174 (1950).
Grudzinskaja, I. A. — Influence des pousses de la Saint-Jean sur la formation de faux anneaux annuels chez le chêne *(Quercus robur)*. Doklady. Akad. Nauk 115-392 (1957).
Guard, A. T. et Postlethwait, S. N. — Relation of the formation of annual rings to multiples flushes of growth in several species of Quercus. Proc. Indian Acad. Sci. : 67-104 (1959).
Guinier, Ph. — Une curieuse mutation chez le Sapin *(Abies alba)* : les Sapins sans branches. C. R. Séances Soc. Biol. Nancy **119** : 863-864 (1935).
Heller, R. — Cours de physiologie végétale. Deuxième partie : croissance et développement. Centre de Documentation Universitaire, Paris (1962).
Holdsworth, M. — Intermitent growth of the Mango tree. J. West, Afr. Sci. Ass. **7,** 2 : 163-171 (1963).
Huber, J. — Beitrag zur Kenntniss der periodisch Wachsthmserscheinungen bei *Hevea brasiliensis* Müll.-Arg. Botanisches Centralblatt **76** : 259-264 (1898).
Jerebzoff, S. — Growth rythms. In : « The Fungi; an advanced treatise ». Ainsworth-Susaman, New York (1966).
Klebs, G. — Über die rhytmik in der Entwicklung der Pflanzen. Heidelb. Akad. der Wiss., Math.-Nat. Kl. Sitzber. Abhandl. **23,** 84 pp. (1911).
— Über die periodischen Erscheinung tropischer Pflanzen. Biol. Centralbl. **32**: 257-285 (1912).
Kozlowski, T. T. et Clausen, J. J. — Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants. Can. J. Bot. **44** : 827-843 (1966).
Kramer, P. J. — Some effects of various combinations of day and night temperatures and photoperiod on the height growth of loblolly pine seedlings. Forest. Sci. **3** : 45-55 (1957).
Kwan Koriba. — On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud. Garden's Bull. Singapore **17, 1** : 11-31 (1958).
Lavarenne-allary, S. — Recherches sur la croissance des bourgeons de chêne et de quelques autres espèces ligneuses. Ann. Sci. Forest. **22, 1** : 1-203 (1965).
— Croissance rythmique de quelques espèces de chênes cultivées en chambres climatisées. C. R. Acad. Sci. **262,** 3 : 358-361 (1966).
Lorougnon, G. — Recherches sur quelques representants tropicaux de groupes végétaux tempérés. Adansonia, sér. 2, **6,** 2 : 289-300 (1966).
Marloth, R. H. — *Citrus* growth studies, I. J. Hort. Sci. **25** : 50-59 (1949).
Martin, R. — Observations sur la croissance rythmique chez des jeunes plants d'Hévéa non ramifiés. Opuscule Technique, Service Agronomique de l'IRCA (1966).
Nozeran, R. et Bompar, J. L. — Croissance rythmique chez les *Cephalotaxus*; l'in-

Source : MNHN, Paris

fluence du milieu extérieur sur ce phénomène. C. R. Acad. Sci., **260** : 6184-6187 (1965).

OSTENDORF, F. W. — De groei van jonge Hevea-oculaties (The growth of young Hevea buddings). Wageningen (1933).

PARKE, R. V. — Growth periodicity and the shoot tip of *Abies concolor*. Am. J. Bot. **46** : 110-118 (1959).

PARKIN, J. — The extra-floral nectaries of *Hevea brasiliensis* Müll.-Arg. (The Para Rubber Tree), an example of Budscales serving as Nectaries. Ann. Bot. **18** : 217-226 (1964).

PEKEL, A. — Fonctionnement du bourgeon et résistance à la sécheresse chez *Hevea brasiliensis* Müll.-Arg. Bull. Acad. Roy. Sc. Outre-Mer : 476-501 (1962).

POTTER, C. — Observations on the protection of buds in the tropics. J. Linn. Soc. Bot. **28** : 343-352 (1891).

QUETEL, R. — Contribution à l'étude de la périodicité annuelle chez les végétaux. Les rythmes de la croissance dans les régions tropicales. Rev. Gen. Bot. **51** : 33-52 (1939).

REED, H. S. et MAC DOUGAL, D. T. — Periodicity in the growth of the young orange tree. Growth **1** : 371-373 (1937).

RIVALS, P. — Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (Application aux espèces fruitières). J. A. T. B. A. **12** : 655-686 (1965); **13** : 91-122 (1966); **14** : 67-102 (1967).

ROMBERGER, J. A. — Meristems, growth, and development in woody plants. U. S. Dept. of Agric., Techn. Bull. n° 1293 : 1-214 (1963).

RUTTER, A. J. — Studies in the growth of young plants of *Pinus sylvestris* L. I. The annual cycle of Assimilation and growth. Ann. Bot. **21** : 399-426 (1957).

SACHER, J. A. — Structure and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa*. Ann. J. Bot. **41** : 749-759 (1954).

SCARRONE, F. — Pouvoir inhibiteur des feuilles de grande taille chez le Manguier (*Mangifera indica* L.). C. R. Acad. Sci. **259** : 4342-4345 (1964).

— Rôle respectif des rythmes endogènes et des facteurs climatiques dans la croissance du Manguier (*Mangifera indica* L.). C. R. Acad. Sci. **260** : 3469-3472 (1965).

— Pouvoir de croissance des bourgeons et influences foliaires sur les pousses de Manguier (*Mangifera indica* L.) en repos végétatif. C. R. Acad. Sci. **262** : 2344-2346 (1966).

TEPPER, H. B. et HOLLIS, C. A. — Mitotic reactivation of the terminal bud and cambium of white Ash. Science **156**, n° 3782 : 1635 (1967).

WIGHT, W. et BARUA, D. N. — The nature of dormancy in the tea plant. Jour. Exptl. Botany **6** : 1-5 (1955).

Source : MNHN, Paris